Populationsökologie von *Arvicanthis abyssinicus* in der Grassteppe des Semien Mountains National Park (Äthiopien)

Von J. P. Müller

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich
Direktor: Prof. Dr. H. Burla

Eingang des Ms. 21. 4. 1976

Einleitung

Aus den Untersuchungen von Brambell et al. (1941), Chapman et al. (1959), Southern et al. (1963), Dieterlen (1967 a), Rahm (1970) sowie Delany (1964 a, 1972) geht hervor, daß bei den meisten Kleinsäugern im tropischen Afrika eine Beziehung zwischen Niederschlag und Fortpflanzungsaktivität besteht. Die maximale Fortpflanzungsaktivität fällt meist mit dem Ende der Regenzeit zusammen. Die Kleinsäuger der afrikanischen Gebirge sind bisher vor allem faunistisch bearbeitet worden. Eisentraut (1957), Misonne (1963) und Coe (1967) beschrieben die Faunen des Kamerungebirges, des Ruwenzori und des Mount Kenia.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, die Jahresperiodik der Fortpflanzung von *Arvicanthis abyssinicus* in der auf 3700 m ü. M. gelegenen Gebirgssteppe des Semien Mountains National Park zu erfassen. Zusätzlich werden die Beziehungen zwischen der Fortpflanzungsperiodik und weiteren Populationsmerkmalen wie Mortalität, Natalität, Generationenfolge, Dichte und Biomasse untersucht. *Arvicanthis abyssinicus* ist die häufigste Nagerart in der Grassteppe des Semien Mountains National Park. Zum Vergleich werden Angaben über die Fortpflanzungsperiodik von *Stenocephalemys griseicauda* Petter, *Lophuromys flavopunctatus* Thomas und *Otomys typus* Heuglin angeführt.

Die Studie erfolgte im Rahmen der von der Stiftung PRO SEMIEN, Zürich, angeregten ökologischen Untersuchungen, welche die Grundlage für gezielte Maßnahmen zur Erhaltung der durch Übernutzung gefährdeten afroalpinen Landschaft Semiens bilden (Nievergelt 1969; Müller 1974).

Geographische Lage und Klima Semiens

Das Semien-Massiv liegt am Nordrand des äthiopischen Hochlandes (Abb. 1). Die geographische Lage ist durch 12° 45′ — 13° 45′ nördlicher Breite und 38° — 38° 40′ östlicher Länge von Greenwich gegeben (Werdecker 1958). Der zentrale Gebirgsstock Semiens liegt zumeist deutlich über 3000 m ü. M. und umfaßt etwa 1500 km². Im Norden bricht das Semiengebirge unvermittelt zu einem 1500 m tiefer gelegenen Vorland ab.

Eine erste Zusammenstellung der Messungen von Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Niederschlag an der Station Geech Camp (3610 m ü. M.) findet sich in Klötzli (1975). Die täglichen Temperaturschwankungen übertreffen die Amplituden der Monatsmittel. In der Trockenzeit sinkt die Temperatur während der Nacht oft unter den Gefrierpunkt. Während der Regenzeit von Juni bis September liegen die nächtlichen Tiefstwerte etwas höher. Da die Tagesmaxima unter denen der Trockenzeit von etwa

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 145—172
© 1977 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

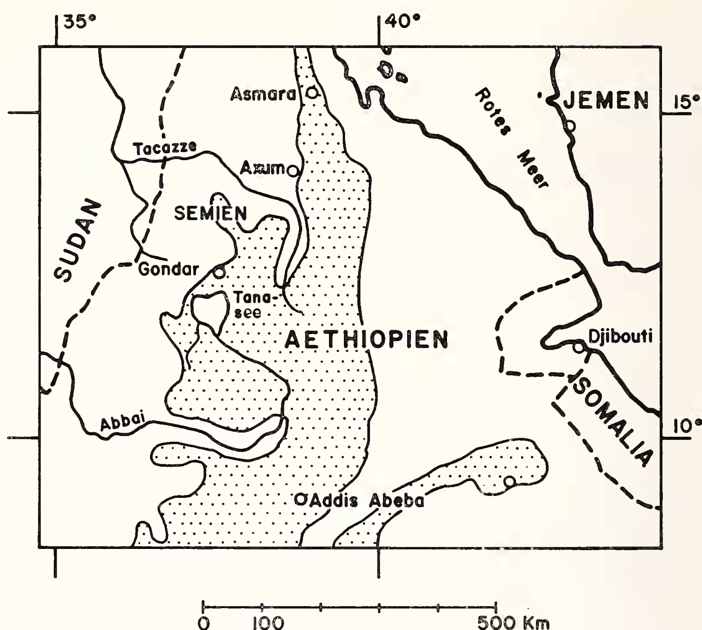


Abb. 1. Die geographische Lage der Semien Mountains. Punktiert: Land über 2000 müM

18 °C liegen, sind die täglichen Schwankungen während der Regenzeit geringer. Im Jahre 1972 fielen insgesamt 1200 mm Niederschlag meist als Regen, gelegentlich als Riesel oder Hagel, aber nie als Schnee. 75 % der Jahresniederschläge fielen in der von Juni bis September dauernden Regenzeit. Praktisch kein Niederschlag wurde von Januar bis März registriert.

Die Untersuchungsfläche: Lage und Vegetation

Als Untersuchungsfläche in der Gebirgssteppe wurde eine durchschnittlich 3720 m ü. M. gelegene Hochfläche von ca. 1 km² ausgewählt (Abb. 2). Die relativ ebene Untersuchungsfläche kann von einem Punkt aus in ihrer ganzen Ausdehnung überblickt werden. Die Gesteinsunterlage besteht aus verwittertem Basalt. Die Bodentiefe liegt zwischen 25 und 60 cm. Der kleine Bach, der die Untersuchungsfläche durchfließt, führt während der trockensten Monate kein Wasser.

Nach Klötzli (1975) bedecken die *Danthonia-Festuca*-Kurzgrassteppe und die *Danthonia/Festuca*-Hochgrassteppe weite Teile der Untersuchungsfläche. Die erstere charakterisiert trockenere Standorte. Typisch für die feuchtere Hochgrassteppe ist *Festuca macrophylla,* die 60–80 cm hoch wird. Die feuchtesten Stellen werden von *Carex*-Beständen eingenommen. Fleckenweise ist die Vegetationsdecke durch die Aktivität der Nager zerstört. Auf allen feuchten Standorten gedeihen bis zu 8 m hohe Lobelien (*Rhynchopetalum montanum*), welche den im Vergleich zu kontinentalen Steppen fremdartigen Aspekt prägen (Abb. 3). Auf der Untersuchungsfläche wachsen einige Einzelbäume von *Erica arborea* und *Hypericum revolutum.* Die aktuelle Waldgrenze liegt etwa bei 3600 m ü. M. (Näheres in Klötzli 1975).

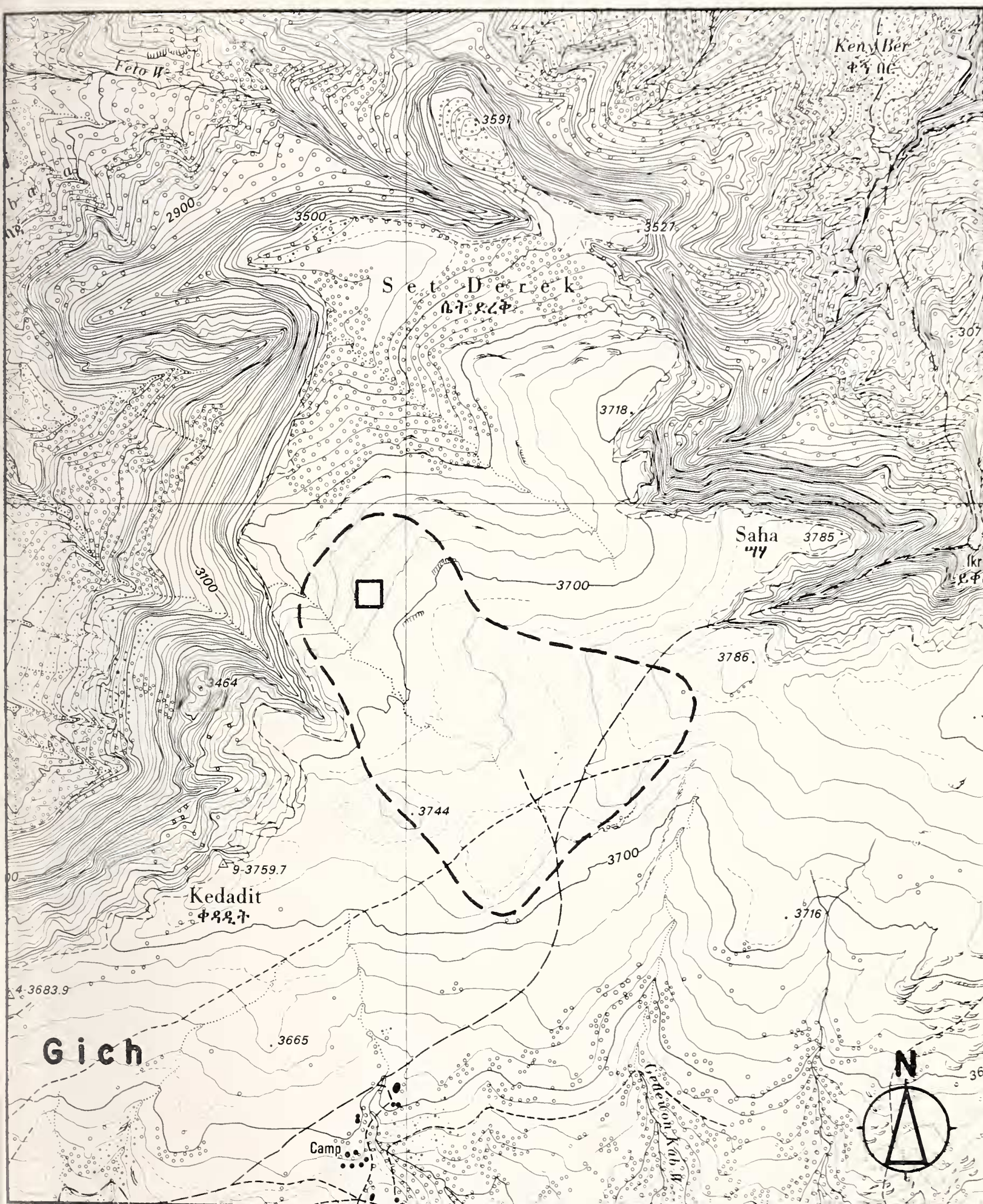


Abb. 2. Ausschnitt aus der Karte „Semen Mountains National Park“ (Maßstab 1:25 00) 1975, hrsg. vom Geographischen Institut der Universität Bern (Prof. B. Messerli, P. Stähli, M. Zurbuchen). Auf dem Plateau im Zentrum die Untersuchungsfläche (Grenzen — — —), darin das Markierungsfangfeld (□). Nördlich des Plateaus der Steilabfall (Escarpment)



Abb. 3. Die Gebirgssteppe im Bereich der Untersuchungsfläche. Links eine Baumerika, in der Bildmitte eine blühende Lobelie, rechts junge Lobelien

Die Kleinsäugerfauna

Fangmethoden

Zur Untersuchung der Kleinsäuger der Grassteppe wandte ich die Ausfangmethode und die Markierungsfangmethode an. Die Ausfangmethode lieferte Daten über den Reproduktionszyklus sowie Material für taxonomische und faunistische Untersuchungen. Jeden Monat führte ich auf der Untersuchungsfläche eine Fangaktion mit Drahtgitterklappfallen durch. Ich achtete darauf, daß die Fangplätze nicht in der Umgebung des Markierungsfangfeldes lagen. Die bei den Kontrollen am Morgen und Abend gefangenen Tiere wurden getötet, ausgemessen und in Alkohol konserviert. Das Material ist im Zoologischen Museum der Universität Zürich deponiert.

Der Markierungsfang auf einer ausgewählten Fläche von 10 Ar (Abb. 2) diente dazu, eine einzelne Population über eine längere Zeitspanne zu verfolgen, ohne deren Zusammensetzung durch Wegfänge zu stören. Diese Methode lieferte mir Angaben über die Individualentwicklung, die Alterszusammensetzung und Generationenfolge, die Veränderungen der Dichte und Biomasse, die Aktionsraumgröße, die Verteilung der Tiere und die Tagesaktivität.

Die Markierungsfangaktionen dauerten von Februar 1972 bis April 1973. Auf dem quadratischen Markierungsfangfeld stellte ich 100 Drahtgitterklappfallen in 10 Reihen auf. Ich wählte ein dichtes Fallennetz mit einem Fallenabstand von 3 Metern, weil zahlreiche Wechsel, Baue und Einschlupflöcher eine individuenstarke Population vermuten ließen. Bei größerem Fallenabstand hätten unter Umständen nicht für alle Tiere die gleichen Fangchancen bestanden. Nach verschiedenen Autoren werden bei einem kleinen Fallenangebot bevorzugt dominante Tiere gefangen. Ein solcher Effekt würde die Daten über die Zusammensetzung der Population verfälschen. Für Einzelheiten in bezug auf den Fallentyp, den Köder und die Markierung verweise ich auf Müller (1972).

Neben den Fangaktionen in der Grassteppe wurden zu Vergleichszwecken einige Ausfangaktionen im Erikawald und im Bereich der Siedlungen durchgeführt.

Die Kleinsäuger und ihre Habitate

Die Ergebnisse aller Fangaktionen sind in Tab. 1 zusammengestellt. Sie gibt Auskunft über Anzahl, relative Häufigkeit und artliche Zusammensetzung der mit verschiedenen Methoden in der Grassteppe, im Erikawald und im Bereich der Siedlungen gefangenen Kleinsäuger. Die Fangintensität bei den verschiedenen Fangaktionen gebe ich als Anzahl Falleneinheiten (FE) an. Für die Ausfangaktionen wird ein FE definiert als eine während 24 Stunden gestellte Falle. Beim Markierungsfang wurden die Fallen nur während der Tagesstunden geöffnet. Hier entspricht eine FE einer

Tabelle 1

Ergebnisse der Fangaktionen, aufgegliedert nach Lebensraum, Fangtechnik und Arten

Es sind nur Nagerarten mit mindestens 5 Nachweisen aufgeführt. Als Maß für die Fangintensität wird die Anzahl Falleneinheiten (FE) angegeben (Definition für FE siehe Text)

Lebensraum	Fangtechnik	*Arvicanthis abyssinicus*	*Stenocephalemys griseicauda*	*Praomys albipes*	*Lophuromys flavopunctatus*	*Otomys typus*	*Dendromus lovati*	FE
Grassteppe	Markierungsfang Individuen	147	1	0	10	18	0	5300
Grassteppe	Ausfang	295	58	0	22	15	5	4371
Ericawald bes. Bachufer	Ausfang	0	18	1	14	3	1	280
Siedlungen	Gelegenheitsfänge	0	24	32	0	0	0	indet.

während 12 Tagesstunden geöffneten Falle. Die Taxonomie und Faunistik der Arten wird in einer gesonderten Arbeit (CLAUDE und MÜLLER, in Vorbereitung) ausführlich behandelt.

Arvicanthus abyssinicus wurde in den Hochlagen des Semien Mountains National Park nur in der Grassteppe festgestellt. In tieferen Lagen des Semien-Distrikts zwischen 2600 und 3200 m ü. M. beobachtete ich die tagaktive Art vom Herbst 1972 bis zum Februar 1973 auch an Wegrändern und in Gebüschstreifen im Anbaugebiet. In der Grassteppe des Semien Mountains National Park ist sie ungleichmäßig verteilt. Bei meiner Arbeit als Park-Warden beging ich regelmäßig die gesamte Grassteppe und stellte Baue und Wechsel von Kleinsäugern (mit Ausnahme der stark überweideten Gebiete im Nahbereich der Dörfer) überall fest, beobachtete aber, von wenigen Ausnahmen abgesehen, *Arvicanthis abyssinicus* nur in der Umgebung der Untersuchungsfläche. In der Graslandschaft der Bale Mountains, Südäthiopien, wird die Gattung *Arvicanthis* durch die Art *A. blicki* vertreten (DORST 1972). Nach DELANY (1972) scheint *Arvicanthis* in der Gebirgssteppe der übrigen afrikanischen Gebirge zu fehlen. *Stenocephalemys griseicauda* Petter, 1972 war in der Gebirgssteppe die zweithäufigste Art. Sie und *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 besiedelten dieselben Bau- und Wechselsysteme wie *Arvicanthis abyssinicus.* Beide Arten fing ich auch im lockeren Erikawald. *Otomys typus* Heuglin, 1877 lebt in der Grassteppe und im Erikawald vorwiegend an Standorten mit einer dichten, hohen Pflanzendecke. *Praomys albipes* Rüppell, 1842 stellte ich mit einer Ausnahme nur in Gebäuden fest. Ferner fing ich in der Grassteppe auch *Dendromus lovati* de Winton, 1900, im Erikawald *Dendromus mystacalis* Heuglin, 1863 und in den Gebäuden *Muriculus imberbis* Rüppell, 1845 und *Mus mahomet* Rhoads, 1896.

Populationsökologie von *Arvicanthis abyssinicus*

Altersbestimmung und Ontogenese einiger Körpermaße

Nur wenn sich das Alter jedes Individuums zuverlässig bestimmen läßt, können Altersstruktur und Fortpflanzungszyklus einer Population beschrieben werden. Beim Markierungsfang ist das Alter jener Tiere bekannt, die als Jungtiere in den ersten

Tagen nach dem Verlassen des Nestes markiert wurden. Aufgrund der Beobachtungen von Quilici et al. (1969) über die Jugendentwicklung von *Arvicanthis niloticus* nehme ich an, daß solche Jungtiere einen Monat alt waren, wobei mit einem Fehler von bis zu zwei Wochen gerechnet werden muß. Zunächst unbekannt ist das Alter von Tieren, die zuwanderten oder sich während zwei bis drei Monaten dem Fang und der Markierung entzogen. Der Anteil der zweiten Gruppe ist gering, da die Wahrscheinlichkeit, während einer Fangperiode mindestens einmal gefangen zu werden, für markierte Tiere 0,85 betrug. Beim Markierungsfang kommt das Gewicht als Kriterium für die Altersschätzung in Frage.

Angaben über den Zusammenhang zwischen dem Körpergewicht und dem Alter erhielt ich dadurch, daß ich am Ende der Markierungsfangaktion während 6 Tagen die markierten Tiere ausfing und wog. Mit dem Spearman'schen Rangkorrelationstest (Geigy, Tab. 1968, p. 181 ff.) prüfte ich auf Korrelation zwischen Alter und Gewicht. Grundlage dafür waren Ranglisten für die Merkmale Alter und Gewicht für 31 Tiere. Da der berechnete Rangkorrelationskoeffizient $r = 0{,}79$ betrug, ist das Körpergewicht gesichert mit dem Alter korreliert ($p < 0{,}001$).

Um zu prüfen, bis zu welchem Alter das Gewicht als Kriterium für die Altersbestimmung verwendet werden kann, verglich ich die durchschnittlichen Gewichte von 2, 3, 4, 5 und 6 Monate alten Tieren. In Abb. 4 sind die Mittelwerte und deren 95-%-Vertrauensgrenzen zusammengestellt. Die Abb. gibt auch Auskunft über das Wachstum von Kopf und Rumpf, Schwanz und Hinterfuß. Ab dem 2. Lebensmonat wächst der Hinterfuß nicht mehr. Bei 4 Monate alten Tieren ist der Schwanz so lang wie bei adulten. In bezug auf die Kopfrumpflänge sind 5 Monate alte Tiere ausgewachsen. Im gleichen Alter erreichen die Tiere das Adultgewicht. Somit kann das Gewicht nur bis und mit dem 4. Lebensmonat zum Schätzen des Alters verwendet werden.

Um abzuklären, ob die Jungen zu verschiedenen Jahreszeiten gleich schnell wachsen, verglich ich zwei Gruppen von markierten Tieren: eine von März bis Mai 1972

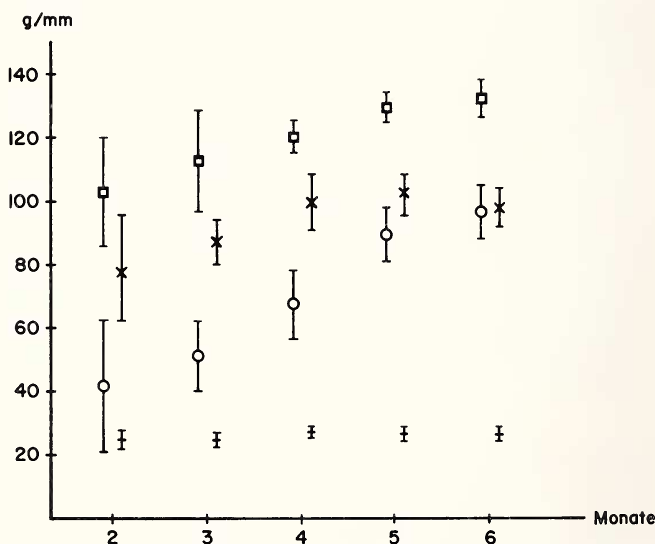


Abb. 4. Arvicanthis abyssinicus. Entwicklung der Körpermasse: Gewicht ⊢o⊣; Kopfrumpflänge ⊢□⊣; Schwanzlänge ⊢×⊣; Hinterfußlänge ⊢+⊣. Mittelwerte und 95 %-Vertrauensgrenzen in Gramm resp. Millimeter

geborene und eine im November 1972 geborene. Ich berücksichtigte nur Tiere, die in den ersten Tagen nach dem Verlassen des Nestes markiert worden waren und später wiederholt gefangen wurden. Die erste Gruppe wuchs zu Beginn und während der Regenzeit, die zweite Gruppe während der Trockenzeit. Bei der ersten betrug die absolute Dichte 70 Tiere pro Hektar, bei der zweiten 200 Tiere pro Hektar. Abb. 5 zeigt wie die beiden Gruppen in den ersten Lebensmonaten gleich schnell zu wachsen scheinen, die Gewichte sich aber vom 3. Monat an zu unterscheiden beginnen, bis im Alter von 4 und 5 Monaten die zweite Gruppe gesichert schwerer ist als die erste. In der Trockenzeit und bei höherer Dichte wuchsen die Tiere rascher als in der Regenzeit und bei geringerer Dichte. Dieser jahreszeitliche Unterschied in der Gewichtsentwicklung muß bei der Altersbestimmung nach dem Gewicht berücksichtigt werden. Für die beiden Jahreszeiten werden getrennte Alters- respektive Gewichtsklassen gebildet. Die Klassengrenze nach oben wie nach unten lege ich als arithmetisches Mittel des Gewichtes der aufeinanderfolgenden Altersstufen fest.

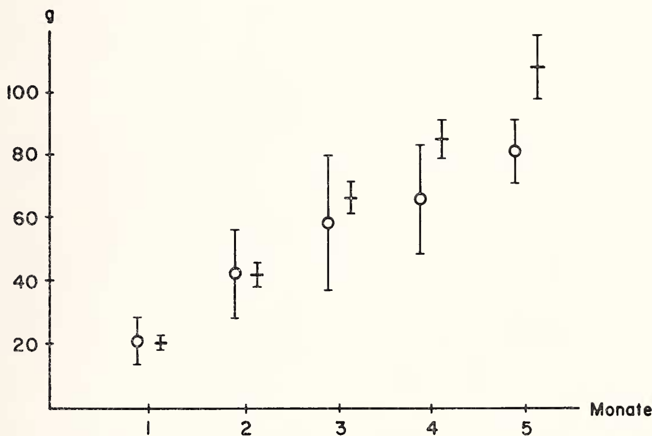


Abb. 5. Arvicanthis abyssinicus, Markierungsfangpopulation. Vergleich der Gewichtsentwicklung von Jungtieren zu verschiedenen Jahreszeiten. Mittelwerte und 95 %-Vertrauensgrenzen der Gewichte: März — Mai Kohorte ⊢o⊣ und November Kohorte ⊢+⊣

Fortpflanzungsperiodik

In den Tropen mit saisonal wechselnden Niederschlagsmengen werden nach den bisherigen Ergebnissen die meisten Jungtiere der Kleinsäuger während der Regenzeit geboren. Bei vielen Arten beobachtet man eine maximale Fortpflanzungsaktivität gegen Ende der Regenzeit (Delany 1972, 1974). Diese Aussage trifft zum Beispiel für die Gattung *Lophuromys* zu. Diese pflanzt sich in Zaire (Dieterlen 1967 b), in Uganda (Delany 1971) und in Malawi (Hanney 1964) während des ganzen Jahres fort, doch werden die meisten Jungtiere in der Periode der größten Niederschläge geboren. Dieterlen (1967 b) stellte in einem Anbaugebiet in Zaire fest, daß sich die Kleinsäugerarten mit unterschiedlicher Periodik fortpflanzten. Wie Dieterlen beobachtete auch Brambell (1941) bei bestimmten Arten eine bedeutende Fortpflanzungsaktivität auch noch zu Beginn der Trockenzeit. Sheppe (1973) hingegen registrierte bei Kleinsäugern in Zambia ein Einsetzen der Fortpflanzungsaktivität

noch vor dem Beginn der Regenzeit. Eine positive Beziehung zwischen Fortpflanzungsaktivität und Niederschlagsperiodik besteht aber bei allen untersuchten Arten trotz der angeführten Unterschiede. Es wurde noch keine Art bekannt, die sich hauptsächlich in der Trockenzeit fortpflanzt.

In den Semien Mountains fallen die Niederschläge saisonal. Es ist also eine ausgeprägte Fortpflanzungsperiodik in Abhängigkeit von den Niederschlagsverhältnissen zu erwarten, wenn nicht wegen der Höhenlage noch andere Faktoren Beginn und Dauer der Fortpflanzungsphase bestimmen.

Als Maß für die Fortpflanzungsaktivität in der Population verwenden Hanney (1964), Dieterlen (1967) und Rahm (1970) den Anteil trächtiger Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen. Da bei lebenden Weibchen nicht immer sicher festzustellen ist, ob sie trächtig sind, untersuchte ich nur tote Weibchen aus Ausfangaktionen. Zu den trächtigen zähle ich nur solche Weibchen, deren Uteri makroskopisch erkennbare Embryonen enthalten. Wie Sheppe (1973) befürchtet, werden bei dieser Einschränkung Embryonen im ersten Drittel der Tragzeit nicht beachtet, daher wird die tatsächliche Fortpflanzungsaktivität systematisch unterschätzt. In Tab. 2 ist der Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf zusammengestellt. Von insgesamt 130 gefangenen Weibchen waren 42 adult. Von diesen waren 7 oder 16 % trächtig. Trächtige Tiere wurden nur während der Trockenzeit festgestellt.

Tabelle 2

Arvicanthis abyssinicus

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf
Ergebnisse von Ausfangaktionen

	Jan./Febr. 1972	März/Apr.	Mai/Juni	Juli/Aug.	Sept./Okt.	Nov./Dez.	Jan./Febr. 1973	März/Apr.
total	2	0	4	7	11	2	2	14
trächtig	0	0	0	0	4	1	0	2

Nach Ansicht von Brambell (1941), Delany (1964) und Dieterlen (1967) ist die Hodengröße als Maß für die Fortpflanzungsaktivität wenig geeignet. In den Tropen können die Testes der Adulten auch während der Fortpflanzungsruhe groß und aktiv bleiben. Jahreszeitliche Unterschiede in der mittleren Hodengröße einer Population wären in erster Linie auf unterschiedliche Anteile von noch nicht geschlechtsreifen Männchen zurückzuführen. Zur Abklärung der Zusammenhänge zwischen Hodengröße, Samenproduktion und Lebensalter wurden Männchen verschiedener Altersstufen untersucht, die anläßlich der Ausfangaktion auf dem Markierungsfangfeld gefangen wurden. Um zu prüfen, ob reife Spermien vorhanden waren, wurden Stückchen aus dem Zentrum des Hodens in physiologische Kochsalzlösung gebracht und unter dem Mikroskop untersucht. Bei 25 von insgesamt 41 Männchen fehlten reife Spermien. Die Hoden dieser Tiere waren weniger als 18 mm lang. Hingegen konnten reife Spermien bei allen Hoden, die 18 mm oder länger waren, nachgewiesen werden.

In Abb. 6 ist für 23 markierte Männchen die Beziehung zwischen Hodenlänge und Alter dargestellt. Alle Männchen im Alter von mehr als 10 Monaten hatten große Hoden mit reifen Spermien. Männchen, die 4 Monate alt oder jünger waren, hatten Hoden von weniger als 10 mm Länge. Unterschiedlich verhielten sich die 5 bis 7 Monate alten Tiere: ihre Hodenlänge variierte zwischen 5 und 21 mm. Alle waren im ersten Drittel der Trockenzeit geboren worden, wurden aber ungleich

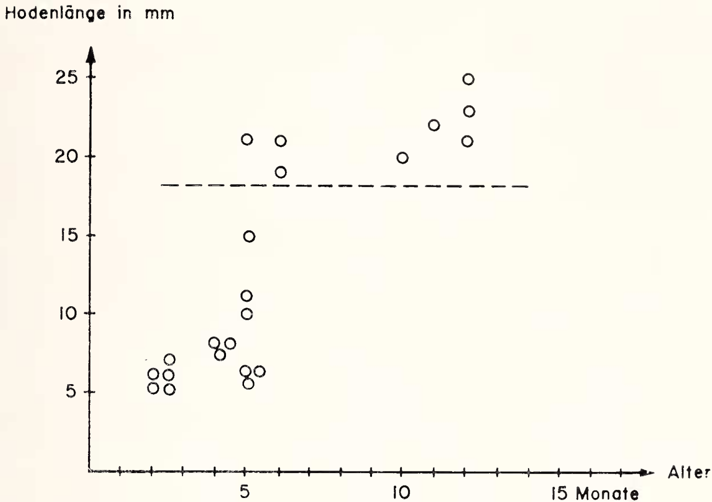


Abb. 6 Arvicanthis abyssinicus. Beziehung zwischen Hodenlänge und Alter. Bei allen Hoden von mehr als 18 mm Länge wurden reife Spermien festgestellt

rasch und erst spät geschlechtsreif. Quilici et al. (1969) geben an, daß *Arvicanthis niloticus* unter Laborbedingungen im Alter von 40 bis 50 Tagen fortpflanzungsreif wird.

Die Beobachtungen über Hodengröße, Samenproduktion und Alter bilden die Grundlage zur Interpretation der Veränderung der mittleren Hodengröße im Jahresverlauf (Abb. 7). Zur Berechnung der Durchschnitte wurden nur Tiere berücksichtigt, die älter als 4 Monate waren. Vom Ende der Regenzeit an und durch die ganze Trockenzeit hindurch maß die mittlere Hodenlänge mehr als 18 mm. Die ausgewach-

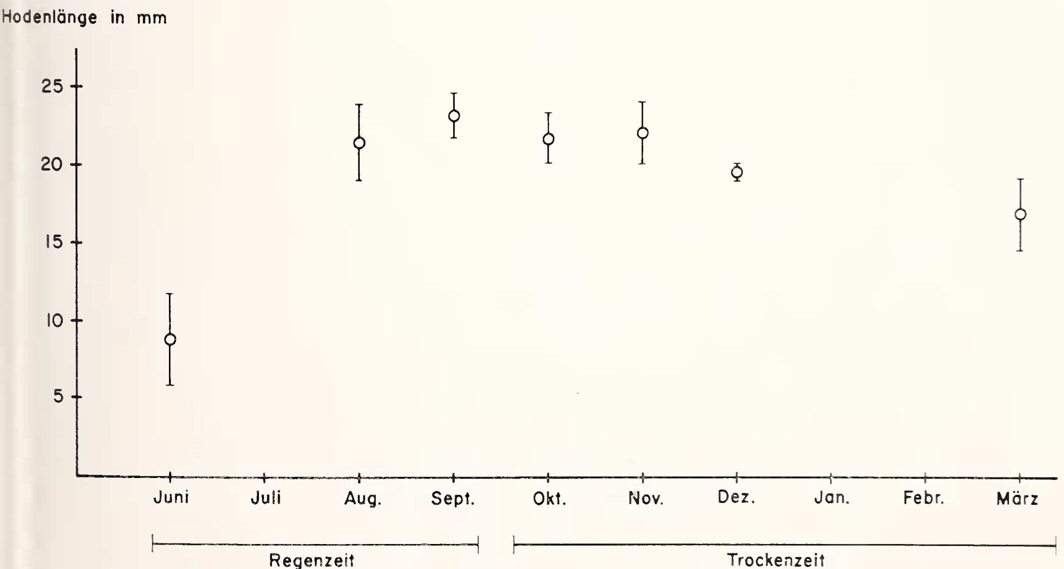


Abb. 7. Arvicanthis abyssinicus. Durchschnittliche Hodenlänge adulter Männchen im Jahresverlauf, mit 95 %-Vertrauensgrenzen

senen Männchen waren fortpflanzungsfähig. Im Juni wurde ein Wert von weniger als 10 mm ermittelt. Die in der vorausgegangenen Trockenzeit geborenen Männchen waren ausgewachsen, aber nicht geschlechtsreif. Im März 1973 lagen die Werte unter jenen der vorausgehenden Monate. Viele der 5 und mehr Monate alten Männchen hatten kleine Hoden. Diese Beobachtungen zeigen, daß gegen Ende der Trockenzeit und zu Beginn der Regenzeit nur vereinzelte Männchen fortpflanzungsfähig waren.

Die neumarkierten Tiere wurden aufgrund des Gewichtes drei Gruppen zugewiesen: In die Gruppe „1 Monat alt" wurden weniger als 25 g schwere Tiere eingeteilt, in die Gruppe „2 Monate alt" 25 bis 50 g schwere Tiere. Über 50 g schwere Tiere wurden als „Einwanderer" bezeichnet. Wegen der hohen Wiederfangraten kann angenommen werden, daß sich nur wenige der auf dem Markierungsfeld geborenen Jungtiere länger als 2 Monate dem Fang entziehen. Ältere Neufänglinge sind von außerhalb des Markierungsfeldes zugewandert. Die zahlenmäßige Aufteilung der neumarkierten Tiere auf die drei Gruppen ist in Tab. 3 zusammengestellt. Eine Schätzung der tatsächlichen Anzahl der in einem bestimmten Monat geborenen Tiere läßt sich aus der Anzahl der 1 und 2 Monate alten Tiere ermitteln. Auch diese Angaben finden sich in der Tab. 3. In den ausgesprochenen Regenzeitmonaten wurden keine Jungtiere geboren. Die ersten Geburten fielen in den Monat September. Die Geburten häuften sich in den Monaten Oktober, November und Dezember. Gegen Ende der Trockenzeit nahmen sie stark ab.

Die Verteilung der Geburten im Jahresverlauf bestätigte das Muster der Fortpflanzungsperiodik, das sich aufgrund des Vorhandenseins trächtiger Weibchen und fortpflanzungsfähiger Männchen in der Population ergeben hatte. *Arvicanthis abyssinicus* zeigt als einziger der bisher untersuchten afrikanischen Kleinsäuger ein Maximum der Fortpflanzungsaktivität in der Trockenzeit. Zum Verständnis dieser Beobachtung wird abgeklärt, ob dieses Muster der Fortpflanzungsperiodik auch für die übrigen Kleinsäugerarten in der Grassteppe Semiens typisch ist.

Nach *Arvicanthis abyssinicus* war *Stenocephalemys griseicauda* auf der Untersuchungsfläche die häufigste Art. Aus Tab. 4 ist die Verteilung der Tiere auf 6 Gewichtsklassen mit einer Klassenbreite von 20 g im Jahresverlauf ersichtlich. Die bis 20 g schweren Tiere sind als Jungtiere im ersten Monat anzusprechen. Auch die 20 bis 40 g schweren Tiere haben das Adultgewicht noch nicht erreicht. Tiere dieser beiden Klassen traten während des ganzen Jahres auf, gehäuft in den Monaten September bis Dezember.

In Tab. 5 ist der Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf zusammengestellt. Trächtige Weibchen werden mit Ausnahme der Monate Januar bis April der Jahre 1972 und 1973 in allen Monaten festgestellt. Aus den Beobachtungen über das Auftreten von Jungtieren und die Trächtigkeit folgt, daß sich *Stenocephalemys griseicauda* während der Regenzeit und in der ersten Hälfte der Trockenzeit fortpflanzte.

Jungtiere von *Lophuromys flavopunctatus* wurden während und kurz nach der Regenzeit geboren. Der Tab. 6 kann man entnehmen, daß der Anteil trächtiger Weibchen an der Gesamtzahl der untersuchten Weibchen in den Regenmonaten groß war.

Die Jungtiere von *Otomys typus* wurden während und kurz nach der Regenzeit geboren. In derselben Phase wurden auch viele trächtige Weibchen gefangen (Tab. 7). Für die übrigen auf der Untersuchungsfläche festgestellten Kleinsäugerarten liegen nur vereinzelte Hinweise auf die Fortpflanzungsaktivität vor.

Nievergelt (1970, 1974) beobachtete beim Walia-Steinbock (*Capra walie* Rüppell) während des ganzen Jahres Kitze. Die meisten Jungtiere wurden in den Monaten September und Oktober geboren. Nach den Ergebnissen von Nathan (pers. Mitteilung) pflanzt sich der Bergpavian (*Theropithecus gelada* Rüppell) während

Tabelle 3

Arvicanthis abyssinicus

Anzahl der neumarkierten Tiere in den verschiedenen Fangmonaten, getrennt nach Alter
Unterste Zeile: geschätzte Anzahl Geburten pro Monat

	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Oktober	November	Dezember	Januar	Februar	März
Neumarkierte gesamt		8	7	2	4		2	14	15	35	3	7
davon												
1 Monat alt		2	3	0	0		0	10	4	9	0	1
2 Monate alt		0	3	0	0		0	3	9	18	3	5
Einwanderer und ältere Tiere		6	1	2	4		2	1	2	8	0	1
Geburten	5	3	0	0	0	3	19	22	12	5	1	+ indet.

Tabelle 4

Stenocephalemys griseicauda

Verteilung der mit der Ausfangmethode gefangenen Tiere auf 6 Gewichtsklassen
im Jahresverlauf

Gewicht	Jan.—April 1972	Mai—August 1972	Sept.—Dez. 1972	Jan.—April 1973
G < 20	0	0	4	1
20 ≤ G < 40	1	2	9	2
40 ≤ G < 60	13	7	4	7
60 ≤ G < 80	9	14	3	5
80 ≤ G < 100	0	5	8	1
100 ≤ G	0	4	0	0
Summe	23	32	28	16

Tabelle 5

Stenocephalemys griseicauda

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf
Ergebnisse von Ausfangaktionen

	Jan./Febr. 1972	März/Apr.	Mai/Juni	Juli/Aug.	Sept./Okt.	Nov./Dez.	Jan./Febr. 1973	März/Apr.
total	9	5	5	5	6	2	1	2
trächtig	0	0	1	1	2	1	0	0

Tabelle 6

Lophuromys flavopunctatus

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen
Ergebnisse von Ausfangaktionen

	Jan.—April 1972	Mai—August 1972	Sept.—Dez. 1972	Jan.—April 1973
total	5	9	2	0
trächtig	0	5	0	0

Tabelle 7

Otomys typus

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen
Ergebnisse von Ausfangaktionen

	Jan.—April 1972	Mai—August 1972	Sept.—Dez. 1972	Jan.—April 1973
total	1	6	4	0
trächtig	0	4	4	0

des ganzen Jahres fort. Am meisten Geburten wurden in den Monaten Juni/Juli und Februar/März festgestellt.

Es folgt: *Arvicanthis abyssinicus* zeigt eine andere Fortpflanzungsperiodik als die übrigen Säugerarten Hochsemiens. Diese pflanzen sich auch während der Regenzeit fort. Mögliche Ursachen für die abweichende Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis abyssinicus* werden später diskutiert.

Alterszusammensetzung, Mortalität, Natalität und Generationenfolge

Über die Alterszusammensetzung, die Generationenfolge und damit den Umsatz von Kleinsäugerpopulationen aus tropischen Gebieten Afrikas liegen nur wenige gut dokumentierte Schriften vor (Neal 1967; Delany 1971). Es ist nicht möglich, in bezug auf diese Populationsmerkmale Gemeinsamkeiten zu beschreiben, welche für Tropengebiete typisch sind.

Die Alterszusammensetzung der *Arvicanthis*-Population auf dem Markierungsfangfeld im Jahresverlauf ist aus Abb. 8 ersichtlich. Tiere aller Altersklassen waren nur in den Perioden April, Mai und Juni 1972 sowie Januar und Februar/März 1973

in der Population vorhanden. Der Populationsaufbau war gegen Ende der Fortpflanzungsperiode am heterogensten. Der Anteil der adulten Tiere (mehr als 4 Monate alt) nahm von Mai 1972 an stets zu, bis im Oktober die Population nurmehr aus Tieren dieser Altersgruppe bestand. Im November wurden erstmals Jungtiere gefangen. Die Klassen der 2 bis 4 Monate alten Tiere waren demzufolge in den nächsten Monaten stärker besetzt. Der relative Anteil der adulten Tiere nahm ständig ab. Dies ist zum Teil auf den Zuwachs an Jungtieren zurückzuführen.

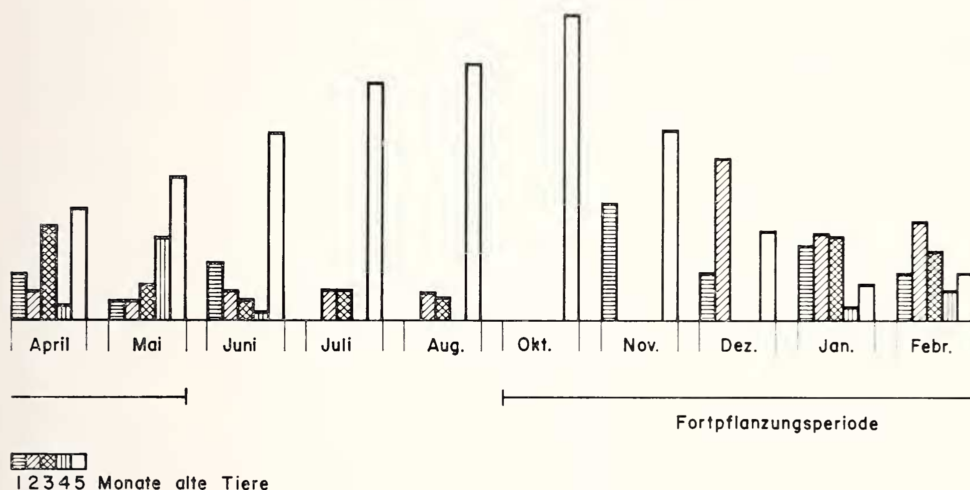


Abb. 8. Arvicanthis abyssinicus. Altersverteilung der Markierungsfangpopulation im Jahresverlauf. Prozentualer Anteil der 5 Altersklassen an der Gesamtpopulation

Die Grundlagen zur Berechnung von Sterbe- und Geburtsrate sind in Tab. 8 zusammengestellt. Dabei ging ich von der Annahme aus, daß die Population am Ende einer Fangperiode als erfaßt gelten kann. Ich stütze mich auf die Beobachtung, daß der Anteil der unmarkierten adulten Tiere am Gesamtbestand in jeder Untersuchungsperiode sehr klein war. Die Populationsgröße am Ende der Fangperiode bestimmte ich nach der „Calendar of captures"-Methode (Petrusewicz und Andre-

Tabelle 8

Arvicanthis abyssinicus

Markierungsfangpopulation. Zusammenstellung der Grundlagen zur Berechnung der Verlust-, Gewinn- und Zuwachsraten der Population von Fangperiode zu Fangperiode

Fangperiode	Populationsgröße	Anzahl Markierte aus Vormonat	Neumarkierte total	Neumarkierte Jungtiere	Neumarkierte adulte
Mai	34	26	8	2	6
Juni	38	31	7	6	1
Juli	33	31	2	0	2
August	35	31	4	0	4
Oktober	29	27	2	0	2
November	39	25	14	13	1
Dezember	42	27	15	13	2
Januar	75	40	35	27	8
Febr./März	76	73	3	3	0

zejewski 1968). Aus den Fangprotokollen konnte ich die Anzahl der während einer Fangperiode erstmals markierten Tiere ermitteln.

Die Anzahl der markierten Tiere aus der vorhergehenden Untersuchungsperiode ergibt sich durch Substraktion der Anzahl der Neumarkierten von der Populationsgröße am Ende der Fangperiode. Aus den Angaben in Tab. 8 lassen sich die Verlustrate, die Gewinnrate und die Zuwachsrate für die Intervalle zwischen zwei Fangperioden berechnen. Die Ergebnisse sind in Tab. 9 aufgeführt. Die Verlustrate entspricht nicht der Sterberate, da es nicht möglich ist, Verluste durch Tod und Verluste durch Abwanderung zu trennen. Ein entsprechendes Verfahren besteht für Markierungsfangpopulationen (Jackson 1939). Seine sinnvolle Anwendung bedingt höhere Anzahlen an Tieren, die der Population verlorengehen. Die kleinen Wandergewinne lassen annehmen, daß auch die Wanderverluste gering sind.

Tabelle 9

Arvicanthis abyssinicus

Verlustrate, Gewinnrate und Zuwachsrate für Monatsintervalle in der Markierungsfangpopulation. Errechnet aus den in Tab. 8 zusammengestellten Unterlagen

Intervall	Verlustrate	Gewinnrate	Zuwachsrate
Mai/Juni	0.09	0.2	+ 0.11
Juni/Juli	0.18	0.05	— 0.13
Juli/Aug.	0.06	0.12	+ 0.06
Aug./Okt.	0.23	0.06	— 0.17
Okt./Nov.	0.14	0.48	+ 0.34
Nov./Dez.	0.31	0.38	+ 0.07
Dez./Jan.	0.05	0.83	+ 0.78
Jan./März	0.03	0.04	+ 0.01

Der Vergleich der Verlustraten im Jahresverlauf zeigt, daß die Population zu keiner Jahreszeit durch sehr große Abgänge getroffen wird. Die Verlustraten waren besonders hoch in den Monaten August bis Dezember des Jahres 1972. Bei einer Populationsgröße von durchschnittlich 35 Tieren gingen der Population pro Monat 11 Tiere verloren. Vom Mai bis zum August betrug der Verlust bei einer durchschnittlichen Populationsgröße von ebenfalls 35 Tieren 4 Individuen pro Monat. Die Unterschiede sind im Vierfeldertest mit $p < 0,05$ gesichert. Diese Beobachtung wird aufgrund der Ergebnisse über die jahreszeitlichen Unterschiede in der Altersverteilung dahin interpretiert, daß vom August bis zum Dezember adulte Tiere absterben, die z. T. bereits an der Fortpflanzung teilgenommen haben. Diese Annahme kann mit einer Kohorten-Lebenstafel überprüft werden.

Methodische Hinweise zur Aufstellung einer Lebenstafel entnahm ich Krebs (1972, pp. 154 ff.). In Tab. 10 ist die Lebenstafel für eine im Januar geborene Kohorte zusammengestellt. Das vollständige Datenmaterial zur Berechnung von Sterberate und Lebenserwartung liegt erst ab dem 4. Lebensmonat vor. Die Sterberate war für die Tiere der Kohorte in den Monaten August bis Dezember besonders hoch. In dieser Phase sind die Tiere 7 bis 11 Monate alt.

Die mittlere Lebenserwartung für die 4 Monate alten Tiere betrug noch 5,6 Monate. Dieser Wert stellt eine grobe Näherung dar, da die Untersuchung abgebrochen wurde, bevor alle Tiere der Kohorte gestorben waren. Vergleichsdaten zur Lebenserwartung von Kleinsäugern liegen noch kaum vor. Pucek et al. (1970) berechneten die Lebenserwartung von Rötelmäusen *(Clethrionomys glareolus* Schreber) aus ver-

Tabelle 10

Arvicanthis abyssinicus

Lebenstafel für eine im Januar 72 geborene Kohorte für den 4. und die folgenden Lebensmonate

x	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex
4	16	1	0.06	15.5	90.5	5.62
5	15	1	0.07	14.5	75	5.0
6	14	0	0	14	60.5	4.32
7	14	3	0.21	12.5	46.5	3.32
8	11	2	0.18	10	34	3.09
9	9	2	0.22	8	24	2.67
10	7	2	0.29	6	16	2.29
11	5	2	0.4	4	10	2.0
12	3	0	0	3	6	2.0
13	3	0	0	3	3	1.0
14	3	0	0	—	—	—

x = Alter in Monaten; lx = Anzahl überlebende Tiere zu Beginn des Alterintervalls x; dx = Anzahl im Intervall zwischen x und x + 1 sterbende Tiere; qx = Mortalitätsrate; Lx = im Mittel im Intervall zwischen x und x + 1 lebende Tiere; Tx = $\sum_{1}^{\infty}$ Lx, ex = mittlere Lebenserwartung der zu Beginn des Alters x lebenden Tiere.

schiedenen Lebensräumen der Tschechoslowakei nach der „Killkurve-Methode". Die Lebenserwartung von 1 Monat alten Tieren betrug etwa 3 bis 4 Monate. Sie ist damit geringer als die Lebenserwartung von 4 Monate alten *Arvicanthis abyssinicus*. Über die Sterblichkeit in den ersten Lebensmonaten gibt Tab. 11 Auskunft, in der die Verlustraten von 3 Kohorten von Jungtieren, die zu verschiedenen Jahreszeiten geboren wurden, zusammengestellt sind. In den ersten Lebensmonaten waren die Verluste gering. Die Lebenserwartung von 1 Monat alten Tieren dürfte schätzungsweise zwischen 7 und 8 Monaten liegen.

Tabelle 11

Arvicanthis abyssinicus

Verlustraten für im Mai 72, im November 72 und im Januar 73 geborene Kohorten (Abkürzungen s. Tab. 10)

	Kohorte Mai 1972		Kohorte Nov. 1972		Kohorte Jan. 1973	
x	lx	qx	lx	qx	lx	qx
1	6	0.16	12	0	14	0
2	5	0	12	0	14	0
3	5	0	12	0	14	0
4	5	0	9	0.25		
5	5	0.2	9	0		
6	4	0.5	9	0		
7	2	0				
8	2	0				
9	2	0				
10	2	0.5				
11	1					

In bezug auf die Sterberate können die folgenden Ergebnisse zusammengefaßt werden. Während der ganzen Beobachtungsphase wurde die Population zu keinem Zeitpunkt drastisch reduziert. In den ersten Lebensmonaten waren die Verlustraten gering. Auch für adulte Tiere war die Lebenserwartung hoch. Ein wesentlicher Teil der Adultpopulation zu Ende der Fortpflanzungsperiode überlebte die Zeit der Fortpflanzungsruhe. Dann sank die Lebenserwartung der Adulten stark. Nur wenige wurden älter als 1 Jahr.

Die Gewinnrate ist in Tab. 9 für monatliche Intervalle zusammengestellt. Da die Einwanderung gering war, beruhen die Gewinne in erster Linie auf Geburten. Im Höhepunkt der Fortpflanzungsphase vom Oktober bis zum Januar betrug die Gewinnrate 0,38 bis 0,83. In den übrigen Monaten des Jahres schwankte sie zwischen 0,04 und 0,2. Da Jungtiere von Einwanderern getrennt werden können, ist es möglich, die Geburtsrate zu berechnen, d. h. die Anzahl Jungtiere, die pro adultes Weibchen während eines Monats geboren werden. Die Angaben über die Natalität sind in Tab. 12 aufgeführt. Die Anzahl der adulten Weibchen wurde nach der „Calendar of captures"-Methode ermittelt. Die Anzahl der in einem bestimmten Monat geborenen Jungtiere wurde Tab. 3 entnommen. Die Geburtsrate war im Mai und dann wieder in den Monaten Oktober bis Dezember mit Werten zwischen 1,5 und 2,0 hoch. Später sank sie ab. Ein erneutes Ansteigen der Geburtsrate in den Monaten April/Mai ist dann zu erwarten, wenn sich die Fortpflanzungsperiodik im Jahreszyklus wiederholt.

Tabelle 12

Arvicanthis abyssinicus

Natalität in der Markierungsfangpopulation

Fangperiode	adulte Weibchen	Geburten	Natalität
Mai	2	3	1.5
Juni	3	0	0
Juli	7	0	0
August	11	0	0
Oktober	10	19	1.9
November	11	22	2.0
Dezember	9	12	1.5
Januar	6	5	0.8
Febr./März	5	1	0.2

Bei den mit der Ausfangmethode gefangenen Weibchen betrug die mittlere Wurfgröße 4,88 ($s_{\bar{x}}$ = 0,54). Würden nach der Regenzeit alle Weibchen gleichzeitig werfen, so müßten im Monat Oktober 49 Jungtiere geboren werden. Bei einer Mortalität der Jungtiere im ersten Lebensmonat von angenommen 25 % würde die mögliche Geburtsrate etwa 3,6 betragen. Der tatsächliche Wert von 1,9 zeigt, daß nur die Hälfte aller Weibchen bereits im Oktober gebar. Von Oktober bis Dezember wurden von 10 Weibchen zusammen 53 Jungtiere geboren. Zweitwürfe kamen also vor, aber nur etwa bei der Hälfte aller Weibchen. Nach dem Dezember nahm die Geburtsrate stark ab. Nur wenige der überlebenden Weibchen warfen ein drittes Mal. Beim Ausfang auf dem Markierungsfangfeld im März/April 1973 wurden 11 im Herbst 1972 geborene Weibchen gefangen. Nur eines hatte an der Fortpflanzung teilgenommen. Die Weibchen wurden erst spät geschlechtsreif. Späte Geschlechtsreife war bereits bei den Männchen beobachtet worden.

Zur Beschreibung der Generationenfolge werden die Ergebnisse betreffend Mortalität, Natalität und Lebenserwartung berücksichtigt. Eine erste Generation wird zu Beginn der Fortpflanzungsperiode geboren. Die Tiere dieser Generation pflanzen sich am Ende der Fortpflanzungsperiode erstmals fort. Im zweiten Viertel der Fortpflanzungsperiode wird die zweite Kohorte geboren. Es sind Zweitwürfe der Mütter der ersten Generation. Die zweite Kohorte nimmt erst in der nächsten Fortpflanzungsperiode an der Fortpflanzung teil. Die dritte Kohorte wird am Ende der Trockenzeit geboren. Es sind die Erstwürfe der ersten Generation. Diese Tiere werden in der nächsten Fortpflanzungsperiode geschlechtsreif. Aus Mortalität und Lebenserwartung der untersuchten Kohorten geht hervor, daß der Großteil der in einer Fortpflanzungsperiode geborenen Tiere bis zur nächsten Fortpflanzungsperiode überlebt.

Da Angaben über die Generationenfolge afrikanischer Kleinsäuger fehlen, vergleiche ich die Ergebnisse mit diesbezüglichen Arbeiten über steppenbewohnende Kleinsäuger Europas und Asiens (Svarc 1970). Dabei ergeben sich die folgenden Unterschiede. Bei einer Dauer der Fortpflanzungsperiode von 8 Monaten ist die Anzahl der Kohorten mit 3 relativ gering. Die erste Kohorte ist bei *Arvicanthis abyssinicus* die größte. Bei Kleinsäugern der eurasischen Steppen bilden in der Regel die späteren Kohorten den Hauptanteil der Population. Alle Kohorten überleben zu gleichen Teilen die Phase der Fortpflanzungsruhe. Bei den meisten Kleinsäugern macht die dritte Kohorte bis zu 90 % der Population zu Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode aus.

Bejagung, Tagesaktivität

Während der Untersuchung war die Verlustrate in der *Arvicanthis*-Population gering. Im Verlaufe der Lebendfangaktion, die 10 Monate dauerte, gingen der Population 90 vorwiegend ältere Tiere verloren. Nur wenige Individuen wanderten ab. Diese Beobachtungen führten mich zum Schluß, daß die Alterssterblichkeit die Hauptursache für die Verluste sein dürfte. Daher nahm ich an, daß der Einfluß der Raubtiere auf die Population gering war. Diese Ansicht überprüfte ich durch Direktbeobachtungen an den Raubtieren.

Als Räuber kommen Arten in Betracht, die dieselben Aktivitätsphasen wie *Arvicanthis* besitzen. Durch Ausfangaktionen, bei denen ich die Fallen morgens und abends kontrollierte, ermittelte ich das Aktivitätsmuster. Die Resultate sind in Tab. 13 zusammengestellt. Diese enthält auch Angaben für die übrigen Kleinsäuger der Grassteppe. *Arvicanthis* ist ausgesprochen tagaktiv. 101 Fängen während der

Tabelle 13

Tagesaktivität

Verteilung der Fänge von *Arvicanthis abyssinicus, Stenocephalemys griseicauda, Lophuromys flavopunctatus* und *Otomys typus* auf die Tages- und Nachtstunden. Ergebnisse von Ausfangaktionen

Kontrollzeit	*Arvicanthis abyssinicus*	*Stenocephalemys griseicauda*	*Lophuromys flavopunctatus*	*Otomys typus*
06.00—08.00	5	27	4	4
16.00—18.00	101	1	11	7
Summe	106	28	15	11

Tagesstunden stehen 5 Fänge zur Nachtzeit gegenüber. Die Abweichung von einer Gleichverteilung ist im χ-Test mit $p < 0{,}01$ gesichert. *Stenocephalemys griseicauda* hingegen ist nachtaktiv. *Otomys typus* und *Lophuromys flavopunctatus* wurden während der Tages- und Nachtstunden im gleichen Verhältnis gefangen.

Beim Markierungsfang von *Arvicanthis abyssinicus* kontrollierte ich die Fallen um 11.00, 14.00 und 17.00 Uhr. Morgens um 7.00 Uhr wurden die Fallen geöffnet. Die Anzahl der Fänge zu den verschiedenen Tageszeiten ist in Tab. 14 für die Regenzeit und die Trockenzeit getrennt aufgeführt. Die Aktivität war in den Morgenstunden ausgeprägter als in den Mittags- und Abendstunden. Dies traf vor allem für die Regenzeit zu. Die Unterschiede in der Verteilung der Fänge auf die 3 Tagesabschnitte zwischen Regenzeit und Trockenzeit sind im Mehrfelder-Kontingenz-Test mit $p < 0{,}001$ gesichert. Die Aktivität von *Arvicanthis abyssinicus* ist vermutlich abhängig von der Besonnung. Diese ist in Semien am Nachmittag meist geringer als am Vormittag. In der Regenzeit fallen die Niederschläge vor allem am Nachmittag.

Tabelle 14

Tagesaktivität von *Arvicanthis abyssinicus*

Verteilung der Fänge der Markierungsfangpopulation auf drei Tagesabschnitte, getrennt aufgeführt für die Regenzeit, die Trockenzeit und die gesamte Untersuchungsperiode

Untersuchungsperiode	Kontrollzeit		
	11.00	14.00	17.00
Regenzeit	187	54	11
Trockenzeit	245	96	92
Gesamt	432	150	103

Die folgenden tagaktiven Raubtierarten wurden mindestens 5mal auf der Untersuchungsfläche festgestellt und mindestens einmal bei der Jagd auf Kleinsäuger beobachtet.

Raubvögel: *Buteo rufinus* Cretschmar, Adlerbussard
Buteo rufofuscus Forster, Schakalbussard
Aquila rapax orientalis Cabanis, Steppenadler
Falco biarmicus Temminck, Feldeggsfalke
Raubsäuger: *Canis aureus* L., Goldschakal
Simenia simensis Rüppell, Semienfuchs

Schleichkatzen, Marderartige und Schlangen fehlen in Hochsemien.

Die ganze Untersuchungsfläche von 1 km² konnte von einem einzigen Punkt aus eingesehen werden. Ich versuchte, die Raubtiere von diesem Punkt aus zu beobachten und ihren Fangerfolg zu ermitteln. Vorerst zählte ich zu verschiedenen Tageszeiten die Raubtiere auf der Untersuchungsfläche in der Art einer Momentaufnahme. Bei 74 Zählungen registrierte ich insgesamt 69 Schakalbussard-, 19 Steppenadler-, 7 Feldeggsfalken- und 2 Adlerbussard-Beobachtungen. Steppenadler und Adlerbussarde hielten sich als Zugvögel aus der Palaearktis nur während 2 Monaten auf der Untersuchungsfläche auf. Bei den 74 Zählungen beobachtete ich nur einmal einen Semienfuchs. Außerhalb der Zählungen traf ich ihn 15mal auf der Untersuchungsfläche an. Während kürzeren Perioden sah ich ihn fast täglich, dann blieb er für Monate aus. 10mal oblag er dem Kleinsäugerfang. Nur 5mal notierte ich die in Semien häufigen Goldschakale auf der Untersuchungsfläche.

Regelmäßig waren nur Schakalbussarde zu beobachten. Der Versuch, ihren Fangerfolg zu erfassen, schlug fehl. Die Tiere saßen stundenlang auf ihren Warten, ohne einen Kleinsäuger zu schlagen. BROWN (1970) gibt den Nahrungsbedarf eines Schakalbussards mit 150 g pro Tag an. Nimmt man an, daß sich 2 Schakalbussarde ausschließlich von der *Arvicanthis*-Population auf der Untersuchungsfläche ernähren, würden diese pro Tag 4 Tiere oder pro Monat 120 Tiere benötigen. Während der 10monatigen Fangperiode betrug der monatliche Verlust der Markierungsfangpopulation im Mittel 9 Tiere. Die Population beanspruchte 0,4 Hektar oder 0,4 % der gesamten Untersuchungsfläche. Auf deren Fläche von 1 km^2 umgerechnet, betrug der monatliche Abgang 2250 Tiere. Bedenkt man, daß das Jagdgebiet eines Schakalbussards vermutlich größer ist als 1 km^2, ergibt sich, daß nur ein kleiner Teil der abgehenden Kleinsäuger von Schakalbussarden gefangen werden kann. Den Einfluß der übrigen Raubtiere konnte ich nicht abschätzen. Er dürfte insgesamt noch kleiner sein als jener der Schakalbussarde.

Dichteschwankungen, absolute Dichte, Biomasse

Als DIETERLEN (1967a) während 27 Monaten Kleinsäugerpopulationen in einer Anbauzone des Kivugebietes (Zaire) untersuchte, erhielt er keine Hinweise auf ausgeprägte Dichteschwankungen. Dies erklärte er mit einer relativ konstanten Sterbe- und Geburtsrate im Jahresverlauf. Bei der in Semien untersuchten *Arvicanthis*-Population änderten sich Geburts- und Sterberate im Jahresverlauf stark. Daher sind Dichteschwankungen zu erwarten, wie sie auch von REICHSTEIN (1967) in einem Savannengebiet Tansaniens beobachtet wurden. Allerdings genügt meine Beobachtungsdauer von 10 Monaten nicht, um Dichtezyklen zu erfassen.

Als Maß für die relative Dichte eignet sich die Größe der Markierungspopulation. Diese wurde mit der „Calendar of captures"-Methode ermittelt, die gute Resultate liefert, wenn ein großer Teil der ganzen Population markiert ist und sich die Tiere regelmäßig wiederfangen. Diese Bedingungen waren erfüllt, denn nach der ersten Markierungsperiode wurden selten unmarkierte adulte Tiere gefangen. Die Wahrscheinlichkeit, während einer Fangperiode mindestens einmal gefangen zu werden, war für markierte Tiere 0,85. Mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,5 fingen sich die Tiere bereits am 1. Tag der viertägigen Fangperiode.

Die absolute Veränderung der Populationsgröße im Jahresverlauf ist aus der Tabelle 15 ersichtlich. Die Zuwachsrate (Tab. 9) gibt Auskunft über die relative Veränderung der Populationsgröße von Monat zu Monat. Im Verlaufe der Untersuchung nahm die Populationsgröße um mehr als das Doppelte zu. Der Anstieg wurde nur durch die Periode der Fortpflanzungsruhe unterbrochen, während welcher die Abgänge zahlreicher waren als die Einwanderungen. Vom Beginn der Fortpflanzungsperiode an übertraf die Geburtsrate die Sterberate. Die Population verdoppelte sich innerhalb von drei Monaten. Am Ende der Untersuchung bestand sie zur Hauptsache aus jungen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren.

Vergleichbare quantitative Daten über die Dichteentwicklung bei afrikanischen Kleinsäugern fehlen. Von Nagern europäischer Steppen sind größere Dichteschwankungen innerhalb gleicher Zeiträume bekannt geworden. WOJCIECHOWSKA (1970) untersuchte mit gleichen Methoden eine Population von *Microtus arvalis,* die innerhalb von 8 Monaten auf das Siebenfache der Ausgangspopulation zunahm.

Grundlagen für die Berechnung der absoluten Dichte sind die Populationsgröße und die Kenntnis der Fläche, von der die gefangenen Tiere stammen. Ich bezeichne diese Fläche als den Wirkungsraum der Fallen. Er ist größer als die von den äußersten Fallenreihen eingeschlossene Fläche. Bei der Berechnung des Wirkungsraumes ging ich von der Annahme aus, daß sich noch Tiere fangen lassen, deren Aktions-

Tabelle 15

Arvicanthis abyssinicus

Populationsgröße, absolute Dichte, Durchschnittsgewicht und Biomasse im Jahresverlauf (Fehlerbeurteilung im Text)

Untersuchungsperiode	Populationsgröße Tiere	absolute Dichte Tiere/ha	Durchschnittsgewicht g	Biomasse g/ha
Mai	34	70	70	4 900
Juni	38	75	73	5 500
Juli	33	70	95	6 700
August	35	70	103	7 200
Oktober	29	65	103	6 800
November	39	130	74	9 600
Dezember	42	140	55	7 700
Januar	75	250	55	14 000
Februar/März	76	250	66	16 500

raumzentren im Abstand der halben Aktionsraumlänge von der äußersten Fallenreihe entfernt sind. Der Wirkungsraum entspricht damit einem Quadrat, dessen Seitenlänge man durch Addition der Länge der Fallenreihen und 2mal des halben Aktionsraumdurchmessers erhält. Die Berechnung des Aktionsraumdurchmessers wird im Kapitel Aktionsraum und Verteilung erklärt.

Der mittlere Aktionsraumdurchmesser betrug 40 m während der Regenzeit und 28 m während der Trockenperiode. Der Wirkungsraum der gesamten Fallenanlage maß 0,5 respektive 0,3 Hektar. Der geschätzte Fehler im Sinne eines 95-%-Vertrauensbereiches beträgt für den Aktionsraumdurchmesser 30 bis 50 % und für den Wirkungsraum der Fallen noch 15 bis 25 %. Aus der Populationsgröße und dem Wirkungsraum berechnete ich die absolute Dichte als Anzahl Tiere pro Hektar (Tab. 15). Der geschätzte Fehler der absoluten Dichte ist vor allem auf die unsichere Schätzung des Wirkungsraumes der Fallen zurückzuführen und beträgt zwischen 20 und 30 %. Die Änderung der absoluten Dichte verläuft im wesentlichen parallel zur Änderung der Populationsgröße. Eine systematische Abweichung ergibt sich durch den unterschiedlichen Wirkungsraum während der Trockenzeit und der Regenzeit. In der Regenzeit ist die absolute Dichte bei gleicher Populationsgröße kleiner, weil die Population eine größere Fläche beansprucht.

Die Dichte von *Arvicanthis abyssinicus* liegt zwischen 65 und 250 Tieren pro Hektar. Vergleichsdaten für Kleinsäuger aus afrikanischen Steppen fehlen. MISONNE (1963) ermittelte in Savannen für einzelne Arten Dichten zwischen 1 und 43 Tieren pro Hektar. Die maximale Dichte aller Arten zusammen betrug 122 Tiere. Die Dichte von *Arvicanthis abyssinicus* ist im Mittel höher, besonders wenn man berücksichtigt, daß MISONNE die Dichten gegenüber unseren Bestimmungen systematisch überschätzt, da er den Wirkungsraum der Fallen der Größe des Fallenfeldes gleichsetzt.

Die Biomasse der *Arvicanthis*-Population errechnete ich aus der absoluten Dichte und dem Durchschnittsgewicht der Individuen. Die Höhe des Gewichtes entspricht dem Altersaufbau der Population (Abb. 8). Für die Biomasse (Tab. 15) beträgt der geschätzte Fehler im Sinne eines 95 %-Vertrauensbereiches etwa 40 %. Im Laufe der Untersuchung stieg die Biomasse von 4900 und 16 500 g pro Hektar an. Von Mai bis Oktober variierte sie zwischen 4900 und 7200 g. Im November erreichte sie 9600 g, da sich die absolute Dichte gegenüber dem Vormonat verdoppelte. Trotz eines leichten Anstieges der Dichte sank die Biomasse im Dezember auf 7700 g, weil

die absterbenden adulten Mäuse durch leichtere Jungtiere ersetzt wurden. Bis Ende Februar verdoppelte sich die Biomasse. Die Dichte war nochmals angestiegen. Auch war in dieser Zeitspanne eine starke Gewichtszunahme der Tiere festzustellen.

Misonne (1963) ermittelte für Savannengebiete Kleinsäugerbiomassen von 3800 bis 7350 g pro Hektar. In der Gebirgssteppe ist allein die Biomasse von *Arvicanthis abyssinicus* im Mittel größer (80 % der gefangenen Nager waren *Arvicanthis*). Die Unterschiede in der Biomasse sind schwer zu deuten. Beachtenswert ist, daß in der Gebirgssteppe im Vergleich zu Savannen nur wenige wildlebende, große Pflanzenfresser vorkommen. Den Walia-Steinbock, den Klippspringer und den Bergpavian konnte ich nur ausnahmsweise auf der Untersuchungsfläche beobachten.

Aktionsraum und Verteilung

Ich ermittelte die Aktionsraumgröße — die Fläche, auf der sich ein Tier während einer bestimmten Zeitspanne aufhält —, weil ich sie zur Berechnung der absoluten Dichte benötigte. Weiter verglich ich Größe und Lage der Aktionsräume verschiedener Alters- und Geschlechtsgruppen und erhielt dadurch Hinweise auf die Sozialstruktur von *Arvicanthis abyssinicus.*

Zur Ermittlung der Aktionsraumgrößen erweiterte ich das Markierungsfeld während zwei zusätzlichen Fangaktionen bei gleichem Fallenabstand von 100 auf 324 Fangpunkte. Die Aktionsraumgrößen wurden nach der Methode von Jennrich and Turner (1969) berechnet.

Diese beruht auf der Determinante der Kovarianz-Matrix aller Fangpunkte eines Tieres. Die Formel lautet

$$a = 6\pi |S|^{\frac{1}{2}}$$

a ist die Aktionsraumgröße, ausgedrückt in Flächeneinheiten, deren Seitenlänge einem Fallenabstand entspricht. Die Umrechnung in m² erfolgt bei einem Fallenabstand von 3 Metern durch Multiplikation mit dem Faktor 9 m². $|S|$ ist die Determinante der Kovarianz-Matrix der Fangpunkte

$$S = \begin{pmatrix} s_{xx} & s_{xy} \\ s_{yx} & s_{yy} \end{pmatrix}$$

und ist definiert durch die Gleichungen

$$s_{xx} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})^2, \qquad s_{yy} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^{n} (y - \bar{y})^2,$$

$$s_{xy} = s_{yx} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}),$$

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} x_i, \qquad \bar{y} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} y_i.$$

Hierbei ist n die Anzahl der Fangpunkte, (x_i, y_i) sind die Koordinaten des i-ten Fangpunktes für i = 1, ..., n und die Determinante ist $|S| = s_{xx}\, s_{yy} - s_{xy}^2$. Bei einem

Faktor 6 wird das kleinste Gebiet bestimmt, in dem sich ein Tier 95 % der Zeit aufhält. Dies gilt unter der Voraussetzung, daß die Wahrscheinlichkeitsverteilung der Aufenthaltsorte eines Tieres eine bivariate (2dimensionale) Normalverteilung ist. Wählt man anstelle des Faktors 6

den Faktor 9, so wird das kleinste Gebiet ermittelt, in dem das Tier während 99 % der Beobachtungszeit anzutreffen ist. Die Wahl des Faktors ist etwas willkürlich.

Die Methode von Jennerich and Turner (1969) ist im Vergleich den graphischen Methoden zur Ermittlung der Aktionsraumgröße wie der Kleinstflächenmethode (Stickel 1954) frei von Fehlern, die auf einem ungenügenden Stichprobenumfang beruhen. Sie vermag kreisförmige und elliptische Aktionsräume zu beschreiben. Im Vergleich zu den graphischen Verfahren erfordert sie einen großen Arbeitsaufwand. Die Berechnungen wurden freundlicherweise von Herrn J.-D. Tacier auf den Datenverarbeitungsanlagen der ETH Zürich durchgeführt. Mit der verwendeten Methode wird allerdings nur derjenige Teil eines Aktionsraumes erfaßt, der im Fallenfeld liegt. Die Extrapolation von den beobachtbaren Teilgebieten innerhalb des Fallenfeldes auf die geschätzten wahren Aktionsraumgrößen wird nach einer Methode von Prof. F. Hampel weiter unten durchgeführt.

Die Aktionsraumgrößen wurden für die Phasen der Fortpflanzungsruhe und der Fortpflanzungsaktivität getrennt ermittelt, ebenso für die verschiedenen Alters- und Geschlechtsgruppen. Die Ergebnisse sind in Tab. 16 zusammengestellt. Die Aktionsräume der adulten Männchen sind größer als jene der übrigen Tiere. Die Unterschiede sind im Wilcoxon-Test für 2 Stichproben mit $p < 0{,}05$ gesichert. Die Aktionsräume der adulten Weibchen und Jungtiere sind etwa gleich groß. In der Trockenzeit sind die Aktionsräume der Männchen wie auch der Weibchen und Jungtiere kleiner als in der Regenzeit (Wilcoxon-Test für 2 Stichproben, $p < 0{,}05$), in welcher die Dichte niedriger ist.

Tabelle 16

Arvicanthis abyssinicus

Beobachtete Aktionsraumgrößen verschiedener Alters- und Geschlechtsgruppen in der Regenzeit und in der Trockenzeit, berechnet nach der Methode von Jennrich und Turner (1969) (Angaben in m², in Klammern: Anzahl der untersuchten Tiere)

Untersuchungs-periode	Aktionsraumgröße						
	♂♂ adult	♀♀ adult	♂♂ juvenil	♀♀ juvenil	alle ♂♂	alle ♀♀	alle Tiere
Regenzeit	1550 (14)	700 (13)	600 (4)	750 (2)	1400 (18)	700 (15)	1050 (33)
Trockenzeit	850 (9)	350 (7)	650 (37)	500 (28)	700 (46)	450 (35)	600 (81)

Das Verhältnis zwischen den beobachtbaren und den geschätzten wahren Aktionsraumgrößen klärte Herr Prof. F. Hampel in einer detaillierten statistischen Analyse ab, die in mehreren Schritten durchgeführt wurde. Grundlegend war letztlich die Überlegung, daß sich die wahre und die beobachtbare Aktionsraumgröße bei den vorliegenden Daten dann entsprechen, wenn das Zentrum eines Aktionsraumes im Zentrum des Fallenfeldes liegt und der Aktionsraumdurchmesser kleiner ist als die Länge des Fallenfeldes. Für die Regenzeit und die Trockenzeit wurden Aktionsräume, die wenigstens bezüglich einer Koordinate zentral lagen, herausgesucht, ihre Dimension in der betreffenden Koordinatenrichtung ermittelt und deren Mediane gebildet.

In der Regenzeit betrug die geschätzte wahre Aktionsraumgröße für Weibchen und Jungtiere 950 m², die beobachtbare 650 m². Die entsprechenden Werte für die adulten Männchen betragen 2750 respektive 1550 m². Die wahren Aktionsraumgrößen werden durch die Methoden von Jennrich and Turner etwa um einen Faktor 1,5 beziehungsweise 1,8 unterschätzt. In der Trockenzeit maßen die geschätzten wahren wie die beobachtbaren Aktionsraumgrößen der Weibchen und Jungtiere

600 m². Die kleineren Aktionsräume wurden in ihrer ganzen Ausdehnung erfaßt. Für die wenigen adulten Männchen konnten die wahren Aktionsraumgrößen nicht geschätzt werden. Die beobachtbaren Aktionsräume von 850 m² dürften etwa um einen Faktor 1,5 bis 1,6 unterschätzt werden.

Ich ermittelte den Wirkungsraum der Fallen, eine Voraussetzung zur Schätzung der absoluten Dichte, indem ich die Durchschnitte der geschätzten Aktionsraumgrößen aller Individuen für die Regenzeit und für die Trockenzeit als gewogenes Mittel errechnete. Sie messen 1300 und 950 m². Der Durchmesser kreisförmiger Aktionsräume dieser Größen beträgt 40 respektive 28 m, der Wirkungsraum der Fallen 0,5 und 0,3 Hektar.

Das Verteilungsmuster der Tiere auf dem Markierungsfangfeld erhielten wir, indem wir die Schwerpunkte der einzelnen Aktionsräume bestimmten und in einen Plan des Feldes eintrugen (Abb. 9). Der Schwerpunkt eines Aktionsraumes wurde als arithmetisches Mittel der x- respektive y-Koordinaten aller Fangpunkte eines Tieres während der Trockenzeit berechnet. Der mittlere Radius der Aktionsräume der adulten Männchen beträgt 20 m, jener der Weibchen 14 m. Beim Vergleich der Radien mit den Abständen zwischen den Schwerpunkten der Aktionsräume (Abb. 9) erkennt man, daß die Aktionsräume der Männchen wie jene der Weibchen stark überlappen. Dies schließt aber territoriales Verhalten im unmittelbaren Nestbereich nicht aus.

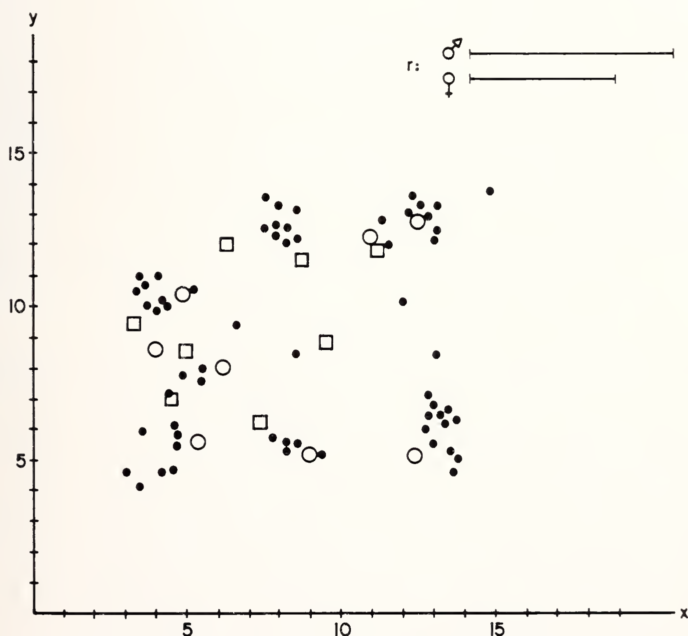


Abb. 9. Arvicanthis abyssinicus. Schwerpunkte der Aktionsräume der adulten Männchen (□), Weibchen (○) und Jungtiere (●) während der Trockenzeit auf dem Markierungsfangfeld. x, y = Koordinaten der Fangpunkte. r = Radien der Aktionsräume

Bei der Berechnung der Schwerpunkte der Jungtiere bemerkte Herr Prof. F. Hampel, daß sich gewisse Werte wiederholten. Dies bestätigte sich beim Eintragen der Schwerpunkte der Jungtiere in der Abb. 9. Die Jungtiere sind nicht zufällig über das Fallenfeld verteilt. Die Tiere eines Ballungszentrums waren in Schüben von 2 bis 6 Individuen markiert worden, die aufgrund ihres Gewichtes aus dem gleichen

Wurf stammen dürften. Ich konnte 18 verschiedene Würfe auseinanderhalten. Die mittlere Wurfgröße beträgt 3.28 (s = 0,36). Bei einer intrauterinen Wurfgröße von 4,88 entspricht dies einem Abgang von etwa 30 % bei den Nestjungen. Ich versuchte, den Würfen aufgrund der Lage der Aktionsräume und der protokollierten Angaben über den Fortpflanzungszustand einzelne Weibchen zuzuordnen. Dies gelang in etwa der Hälfte der Fälle. Unsicherheiten traten dann auf, wenn ein Ballungszentrum von Jungtieren mit den Aktionsräumen von 2 Weibchen zusammenfiel und die Angaben über den Fortpflanzungszustand der Weibchen es nicht erlaubten, deren Wurfzeiten zu ermitteln. Die im Kapitel Geburtsrate geäußerte Ansicht, daß etwa die Hälfte der adulten Weibchen in der Fortpflanzungsperiode zweimal werfen, bestätigte sich. Die Jungtiere aller Würfe eines Weibchens besitzen kleine, feste Aktionsräume, die auch mehrere Monate nach der Geburt mit denen der Weibchen zusammenfallen.

Diskussion

Niederschlag, Nahrungsangebot, Fortpflanzungsperiodik

Nach den bisherigen Ergebnissen scheinen in den Tropen die Niederschlagsperioden die Fortpflanzungsaktivität der Kleinsäuger zu bestimmen (Delany 1972). Die Niederschläge werden von einem erhöhten Vegetationswachstum begleitet. Änderungen der Tageslänge und der Temperatur sind kaum von Bedeutung. Es bleibt offen, ob Niederschlag und Nahrungsangebot unmittelbar die Fortpflanzungsaktivität beeinflussen, oder ob sie als Zeitgeber genotypisch fixierter endogener Zyklen wirken.

Auch in Semien ergrünt die Vegetation unmittelbar nach dem Einsetzen der Regenzeit. Das Nahrungsangebot verändert sich quantitativ und qualitativ. Von den Regenfällen werden die Kleinsäuger auch direkt betroffen. Bei heftigen Regengüssen sind viele Baue und Wechsel mit Wasser angefüllt. Die Tiere laufen Gefahr, durchnäßt zu werden.

Arvicanthis abyssinicus pflanzt sich hauptsächlich in der ersten Hälfte der Trockenzeit fort. In der Regenzeit ruht die Fortpflanzungstätigkeit. Die meisten Jungtiere durchlaufen ihre Entwicklung in der Trockenzeit. Sie wachsen rascher als diejenigen, deren Jugendentwicklung in die Regenzeit fällt. Die Biomasse der Population nimmt in der Trockenzeit am stärksten zu. Dies weist auf ein günstiges Nahrungsangebot hin. Die übrigen in der Gebirgssteppe lebenden Kleinsäuger pflanzen sich vorwiegend in der Regenzeit fort. Im Gegensatz zu diesen ist *Arvicanthis abyssinicus* ausgesprochen tagaktiv mit einer Aktivitätsspitze in den sonnigen Morgenstunden. Insbesondere die Jungtiere sind dünn behaart. Das Fell der anderen Arten ist hingegen sehr dicht. Aufgrund dieser Beobachtungen diskutiere ich, ob das Nahrungsangebot und die direkten Auswirkungen der Niederschläge als Faktoren in Frage kommen, welche die Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis abyssinicus* beeinflussen. Das Gesamtangebot an pflanzlichem Futter ist in der zweiten Hälfte der Regenzeit am größten und damit kaum von entscheidender Bedeutung. Die Nahrungsansprüche von *Arvicanthis abyssinicus* sind im Detail nicht bekannt. Es ist denkbar, daß die rasch wachsende Population den nötigen Energiebedarf aus einer spezifischen Nahrungsquelle bezieht, die in der Trockenzeit besonders ergiebig ist, z. B. aus reifen Samen. Änderungen der biochemischen Zusammensetzung der Nahrung können die Fortpflanzungsperiodik ebenfalls bestimmen. Voraussetzung bleibt aber, daß für die neu hinzukommenden Jungtiere genügend Nahrung vorhanden ist.

Es ist möglich, daß das Futterangebot nicht der kritische Faktor ist. Für die tagaktive, dünn behaarte Art bestehen eventuell nur dann günstige Bedingungen für die Fortpflanzung, wenn nur wenig oder kein Niederschlag fällt und die Besonnung

intensiv ist. Im Gegensatz zu dieser Annahme steht die Beobachtung von Neal (1967). In Uganda pflanzt sich *Arvicanthis* während des ganzen Jahres fort mit einer Spitze der Fortpflanzungsaktivität in der großen Regenzeit. Die abweichende Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis* in der Gebirgssteppe Semiens kann vielleicht als Anpassung an das Leben im Hochgebirge gedeutet werden. Das Nahrungsangebot ist hier weniger starken Schwankungen unterworfen als in den Tieflagen. Wenn *Arvicanthis* die feuchte Kälte schlecht erträgt — was Einzelbeobachtungen zeigten —, so ist die Regenzeit die ungünstigste Jahreszeit zur Aufzucht der Jungen. Eine Klärung der aufgeworfenen Fragen könnten Experimente bringen, die auf diesen Beobachtungen aufbauen.

Vergleich der Dichteschwankungen von *Arvicanthis abyssinicus* und von paläarktischen Microtiden

Im Laufe der 10 Monate dauernden Untersuchung der Markierungspopulation von *Arvicanthis abyssinicus* stieg die Dichte auf mehr als das Dreifache an. Bei *Arvicanthis,* einer Muridenart, kommen Dichteschwankungen vor, wie sie ähnlich bei Microtiden der paläarktischen Natur- und Kultursteppen beschrieben wurden. Nach Krebs und Myers (1974) sind für Anstiegsphasen von Microtidenpopulationen eine lange Fortpflanzungsperiode, eine geringe Mortalität und abnehmende Aktionsraumgrößen charakteristisch. Dies trifft auch für *Arvicanthis abyssinicus* zu. Bei anwachsenden Microtidenpopulationen beobachtet man weiter eine frühe sexuelle Reife der Jungtiere sowie eine starke Abwanderung. Letztere war in der *Arvicanthis*-Population gering. Die Jungtiere wurden sehr spät geschlechtsreif, obschon sie rasch heranwuchsen.

Für die Feststellung von Dichtezyklen wäre eine Untersuchungsdauer von 5 bis 10 Jahren nötig. Nievergelt (pers. Mitteilung) beobachtete bei seinen Aufenthalten in Semien in den Jahren 1966, 1968/69 und 1971 lokal große Konzentrationen von *Arvicanthis abyssinicus.* An diesen Orten stellte ich 1972/73 keine oder nur wenige Kleinsäuger fest. Die Dichteschwankungen der *Arvicanthis*-Population in der Gebirgssteppe verlaufen nicht synchron.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich als Dissertation eingereicht. Sie wurde geleitet von Herrn Prof. Dr. H. Burla und Herrn Dr. C. Claude vom Zoologischen Museum der Universität.

Die Feldarbeit im Semien Mountains National Park führte ich in der Zeit vom September 1971 bis zum Mai 1973 durch, als ich im Auftrag der Ethiopian Wildlife Conservation Organization und des World Wildlife Fund diesem Park als Warden vorstand. Die Möglichkeit, in Semien zu arbeiten, verdanke ich Herrn Dr. B. Nievergelt, Arbeitsgruppe für Wildforschung der Universität Zürich, von dem ich auch zahlreiche Anregungen im Zusammenhang mit der Planung und Durchführung der Arbeit erhielt. Herr PD Dr. F. Klötzli, Geobotanisches Institut der ETH, Zürich, stellte mir die Ergebnisse seiner klimatologischen und botanischen Untersuchungen in Semien zur Verfügung. Die Hescheler-Stiftung und die Schweizerische Stiftung für Alpine Forschungen übernahmen Unkosten für Materialanschaffungen und Transporte. Herr Dr. F. H. Schwarzenbach von der Stiftung für Alpine Forschungen beriet mich überdies bei der Planung der Arbeit. Die Durchführung der Feldarbeit neben meiner Vollanstellung als Park Warden war mir möglich, weil mich meine Frau Sibylla tatkräftig unterstützte.

Herr Prof. Dr. F. Hampel, Fachgruppe für Angewandte Statistik der ETH, Zürich, beriet mich bei der statistischen Auswertung der Resultate, insbesondere bei der Bestimmung der Aktionsraumgrößen und der absoluten Dichte. Die damit zusammenhängenden Berechnungen wurden großenteils von Herrn J.-D. Tacier auf dem ETH-Computer durchgeführt.

Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung bestand darin, die Jahresperiodik der Fortpflanzung von *Arvicanthis abyssinicus* in der Gebirgssteppe des Semien Mountains National Park (Äthiopien) zu erfassen und die Beziehungen zwischen der Fortpflanzungsperiodik und weiteren Populationsmerkmalen wie Generationenfolge, Dichte und Biomasse zu beschreiben.

Das Untersuchungsgebiet liegt auf 3700 m ü. M. Die Temperaturverhältnisse sind typisch afroalpin. Die Regenzeit fällt in die Monate Juni bis September.

Arvicanthis abyssinicus war die häufigste Kleinsäugerart in der Gebirgssteppe. Regelmäßig gefangen wurden auch *Stenocephalemys griseicauda, Otomys typus, Lophuromys flavopunctatus* und *Dendromus lovati.*

Arvicanthis abyssinicus wurde in erster Linie mit der Markierungsfangmethode untersucht. Auf einem rechteckigen Feld mit 100 Fallen wurde jeden Monat eine Fangaktion durchgeführt.

Arvicanthis abyssinicus pflanzte sich hauptsächlich in der ersten Hälfte der Trockenzeit fort. In der Regenzeit unterblieb im Gegensatz zu den übrigen Nagern die Fortpflanzungsaktivität.

Beobachtungen über die Alterszusammensetzung, die Mortalität und die Natalität lieferten die Grundlagen zur Beschreibung der Generationenfolge. Es konnten drei Kohorten unterschieden werden, von denen nur die beiden ersten noch in derselben Fortpflanzungsphase geschlechtsreif wurden. Die Lebenserwartung für 1 Monat alte Tiere war mit 7 bis 8 Monaten hoch. Der Turn-over der Population erfolgte langsam. Die Mortalität aller Altersklassen war relativ gering. Der Einfluß der Raubtiere auf die Mortalität blieb unbedeutend.

Die absolute Dichte wie auch die Biomasse wuchsen im Verlauf der Untersuchung auf mehr als den dreifachen Anfangsbetrag an. Die Werte für die absolute Dichte lagen zwischen 65 und 250 Tieren pro Hektar, diejenigen für Biomasse zwischen 4900 und 16 500 g pro Hektar.

Die Aktionsraumgröße, eine Grundlage zur Schätzung der absoluten Dichte, wurde nach der Methode von Jennrich and Turner (1969) ermittelt, die auf der Determinanten der Kovarianz-Matrix der Fangpunkte beruht. Da diese Methode die Unterschätzung der wahren Aktionsraumgrößen durch kleine Fallenfelder nicht berücksichtigt, wurden die beobachtbaren Aktionsraumgrößen korrigiert. In der Regenzeit maßen die Aktionsräume der adulten Männchen 2750 m², diejenigen der Weibchen und Jungtiere 950 m², in der Trockenzeit waren die Aktionsräume mit 1400 respektive 600 m² bei einer höheren Dichte deutlich kleiner. Die Aktionsräume der Männchen wie auch jene der Weibchen überlappen stark, jene der Jungtiere fallen während mehreren Monaten mit denen ihrer Mutter zusammen.

Es wird diskutiert, ob die Niederschläge direkt oder über das Nahrungsangebot die Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis abyssinicus* beeinflussen. Das Futterangebot scheint in der Regenzeit wie in der Trockenzeit für einen Populationszuwachs auszureichen. Einzelbeobachtungen lassen annehmen, daß die tagaktive, dünnbehaarte Art feuchte Kälte schlecht erträgt, und die Bedingungen für die Jungenaufzucht in der Regenzeit ungünstig sind.

Arvicanthis abyssinicus zeigt ähnliche Dichteveränderungen wie sie von Microtiden der paläarktischen Steppen beschrieben wurden. Während bei zunehmenden Microtidenpopulationen die Jungtiere früh geschlechtsreif werden und die Abwanderung groß ist, beobachtete ich jedoch bei *Arvicanthis abyssinicus* eine späte Geschlechtsreife und eine geringe Abwanderung.

Summary

Population ecology of Arvicanthis abyssinicus in the steppe of the Semien Mountains National Park (Ethiopia)

It was the aim of the study to describe the annual reproductive cycle of *Arvicanthis abyssinicus* populations living in the steppe of the Semien Mountains National Park (Ethiopia). Furthermore, I investigated the relations between the reproductive cycle and other populations parameters, such as dynamics of generations, density and biomass.

The study area is situated at 3700 metres. The temperature conditions are typically afroalpine. The rains last from June to Septembre.

Arvicanthis abyssinicus was the most frequent small mammal of the mountain-steppe. In addition, I captured regularly *Stenocephalemys griseicauda, Otomys typus, Lophuromys flavopunctatus* and *Dendromus lovati.*

I investigated *Arvicanthis abyssinicus* mainly by the capture-recapture method. On a rectangular field with 100 traps, I captured on 4 days a month.

In *Arvicanthis abyssinicus* breeding took place mainly in the first half of the dry season. Differing to the other mammals, reproduction stopped during the rains.

Observations on age distribution, mortality and natality were collected for the understanding of the population's turn over. I distinguished three different cohorts. Only animals of the first two cohorts attained sexual maturity within the periode of reproduction in which they were born. Life expectancy for animals, one month old, was 7 to 8 months. Mortality was low in all age classes. The effects of predation on mortality seemed to be unimportant. The result was a slow turn over.

The initial density and biomass triplicated during the periode of the study. The density varied from 65 to 250 animals a hectare, the biomass from 4900 to 16 500 g a hectare.

The size of the range was calculated after the method of JENNRICH and TURNER (1969), which is based on the determinant of the covariance-matrix of the capture points. This method however doesn't considerate, that home ranges are underestimated, when the grid of the catching sites is small. Therefore, the observed home ranges' sizes were corrected. During the rains, I recorded home ranges of 2750 m^2 for the males and of 950 m^2 for the females and juveniles. In the dry season, home ranges were 1400 m^2 and, respectively, 600 m^2. The ranges of the adults were overlapping very much. The young animals stayed with their mothers for a long time.

It is discussed, whether the rains are influencing the reproductive cycle directly or through the supply of food. The food supply seems to be sufficient for an increasing number and biomass throughout the year. But there are hints, that *Arvicanthis abyssinicus,* which is active during day time only and bears a thin coat, suffers from the moist cold. Therefore, conditions for breeding and raising the offspring might be best during the dry season.

The changes in density of *Arvicanthis abyssinicus* are similar to that of the voles in palaearctic steppes. In increasing vole populations however sexual maturity is attained at an early age and dispersal is important, whilst in *Arvicanthis abyssinicus* sexual maturity is late and dispersal ineffective.

Literatur

BRAMBELL, F. W. R.; DAVIS, D. H. S. (1941): Reproduction of the multimammate Mouse *(Mastomys erythroleucus* Temm.) of Sierra Leone. Proc. zool. Soc. Lond. 111, 1—11.

BROWN, L. (1970): African Birds of Prey. 1—320. London: Collins.

CHAPMAN, B. M.; CHAPMAN, R. F.; ROBERTSON I. A. D. (1959): The growth and breeding of the multimammate Rat *Rattus (Mastomys) natalensis* (Smith) in Tanganyika Territory. Proc. zool. Soc. Lond. 133, 1—9.

COE, M. J. (1967): The ecology of the alpine zone of Mount Kenia. 1—136. The Hague: Junk.

CORBET, M. J.; YALDEN, D. W. (1972): Recent records of mammals (other than bats) from Ethiopia. Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology 22, 213—252.

DELANY, M. J. (1964): A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. Proc. zool. Soc. Lond. 112, 347—370.

DELANY, M. J.; KANSIIMERUHANGA, W. D. K. (1970): Observations on the ecology of rodents on a small arable plot near Kampala, Uganda. Rev. zool. Bot. Afr. 81, 417—425.

DELANY, M. J. (1971): The biology of small rodents in Mayanja Forest, Uganda. J. Zool. Lond. 165, 85—129.

— (1974): The ecology of small mammals. Studies in Biology No. 51, 1—60. London: Arnold.

— (1972): The ecology of small mammals in tropical Africa. Mammal Review 2, 1—42.

DIETERLEN, F. (1967a): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil 1. Zool. Jb. Syst. 94, 369—426.

— (1967b): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil 1. Z. Säugetierkunde 32, 1—44.

— (1969): *Dendromus kahuziensis* (Dendromurinae, Cricetidae, Rodentia) — eine neue Art aus Zentralafrika. Z. Säugetierkunde 34, 348—352.

DROST, J. (1972): Notes sur quelques rongeurs observés en Ethiopie. Mammalia 36, 182—192.

EISENTRAUT, M. (1957): Beitrag zur Säugetierfauna des Kamerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen. Zool. Jb. Syst. 85, 619—672.

HANNEY, P. (1964): The harsh-furred rat in Nyasaland. J. Mammalogy 45, 345—358.

HEDBERG, O. (1964): Features of afroalpine plant ecology. Acta Phytogeographica Suecica 49, 1—144.

JACKSON, C. H. N. (1939): The analysis of an animal population. J. Anim. Ecol. 8, 238 to 246.

JENNRICH, R. I.; TURNER, F. B. (1969): Measurement of non-circular home range. J. Theoret. Biol. 22, 227—237.

Klötzli, F. (1975): Zur Waldfähigkeit der Gebirgssteppen Hoch-Semiens (Nordäthiopien). Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl. **34**, 131—147.

Krebs, Ch. J.; Myers, J. (1974): Population Cycles in Small Mammals. Advances in Ecological Research **8**, 267—399.

Mesfin Wolde-Mariam (1972): An introductory geography of Ethiopia. 1—215. Addis Abeba: Berhanena Selam Printing Press.

Messerli, B.; Stähli, P.; Zurbuchen, M. (1975): Eine topographische Karte aus dem Hochgebirge Semiens, Äthiopien. Fachblatt für Vermessung, Photogrammetrie, Kulturtechnik.

Misonne, X. (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines. Explor. Parc. nat. Albert. Deux. Sér. **14**, 1—164.

Müller, J. P. (1972): Die Verteilung der Kleinsäuger auf die Lebensräume an einem Nordhang im Churer Rheintal. Z. Säugetierkunde **37**, 257—286.

— (1974): Provision of a warden for the Semien Mountains National Park. World Wildlife Fund Year Book 1972/73, 78—84.

Neal, B. R. (1967): The ecology of small rodents in the grassland community of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. Ph. D. Thesis, University of Southhampton.

Nievergelt, B. (1969): Semien, eine bedrohte Berglandschaft in Äthiopien. Berge der Welt **7**, Schweiz Stift. f. Alpine Forschungen.

— (1970): The Walia Ibex of Ethiopia and its annual reproductive cycle. Transactions of the 6. International Congress of Game Biologists, Moscow, 868—871.

— (1974): A comparison of rutting behaviour and grouping in the Ethiopian and Alpine Ibex. International Symposium on the Behaviour of Ungulates and its relation to management. University of Calgary, 324—339.

Petrusewicz, K.; Andrezejewski, R. (1962): Natural history of a free-living population of house mice *(Mus musculus* L.) with particular reference to groupings within the population. Ekol. Pol. A, **10**, 85—122.

Petter, F. (1972): Deux rongeurs nouveaux d'Ethiopie *Stenocephalemys griseicauda* sp. n. et *Lophuromys melanonyx* sp. n. Mammalia **36**, 171—181.

Pucek, Z.; Ryszkowski, L.; Zejda, J. (1970): Estimation of average length of life in bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1870). Proceedings of IBP Meeting on secondary productivity in small mammal populations, Oxford 1968, 187—201.

Quilici, M.; Ranque, P.; Camerlynk, P. (1969): Elevage au laboratoire d'*Arvicanthis niloticus* (Desmarest, 1822). Mammalia **33**, 345—347.

Rahm, U. (1970): Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. Rev. Suisse Zool. **77**, 635—646.

Reichstein, H. (1967): Populationsstudien an steppenbewohnenden Nagetieren Ostafrikas. Z. Säugetierkunde **32**, 309—313.

Rueppell, E. (1842): Säugetiere aus der Ordnung der Nager, beobachtet im nordöstlichen Africa. Mus. Senckenberg **3**, 1—116.

Sheppe, W. A. (1973): Notes on the Zambian rodents and shrews. The Puku, Occ. Papers Dept. Wildlife, Fisheries and National Parks, Zambia, **7**, 167—190.

Southern, H. N.; Hook, O. (1963): Notes on breeding of small mammals in Uganda and Kenia. Proc. zool. Soc. Lond. 140, 503—515.

Stickel, L. F. (1954): A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. J. Mammal. **35**, 1—15.

Svarc, S. S.; Bol'sakov, V. N.; Olenev, V. G.; Pjastolova, O. A. (1970): Populations dynamics of rodents from northern and mountainous geographical zones. Proceedings of IBP Meeting on secondary productivity in small mammal populations, Oxford, 1968, 205—220.

Werdecker, J. (1958): Untersuchungen in Hochsemien. Mitt. der geograph. Ges. Wien **100**, 58—66.

Wojciechowska, B. (1970): Fluctuations in numbers and intrapopulation relations in *Microtus arvalis* (Pall.) in agrocenose. Proceedings of IBP Meeting on secondary productivity in small mammal populations, Oxford 1968, 75—79.

Anschrift des Verfassers: Dr. Jürg P. Müller, Bündner Naturhistorisches Museum, Grabenstraße 10, CH-7000 Chur/Schweiz